

VACHTKLEUR BIJ KONIJNEN: DOOR DE MENS OF DOOR PREDATIE?

Manfred Weisz



Oplettende liefhebbers van zoogdieren hebben allemaal wel eens wilde konijnen waargenomen met een vachtkleur die afwijkt van de zogenaamde wildkleur. Op het waddeneiland Schiermonnikoog gaat een hoge konijnen-dichtheid gepaard met een bonte stoet van vachtkleuren. Geheel zwarte konijnen zijn de meest opvallende. Een veel gehoorde verklaring voor deze variatie in vachtkleuren is dat het (nazaten van) losgelaten tamme konijnen zijn. Maar is predatie niet een veel waarschijnlijker oorzaak voor dit fenomeen?



Een wit en een zwart konijn op Schiermonnikoog.
Foto Manfred Weisz

Konijnen hebben een lange geschiedenis in Nederland. Uitgestorven in de laatste ijstijd, zijn ze in de Middeleeuwen door de mens uit het zuid-westen van het Middellandse Zeegebied in Nederland ingevoerd (Rentenaar, 1978). Ze troffen in droge zandige (duin)gebieden een zeer geschikt leefgebied en bereikten al snel hoge dichtheden. Het belangrijkste doel van het uitzetten was de jacht, het konijn vormde en vormt

nog steeds één van de meest geliefde doelen van jagers.

Naast de mens zijn er in Nederland nog een aantal andere predatoren van het konijn. De belangrijkste zijn vos, hermelijn en bunzing. Lokaal kunnen ook verwilderde kat, boommarter, steenmarter, das en wild zwijn het konijn vangen. Tot slot moeten roofvogels als buizerd, en blauwe en bruine kiekendief worden genoemd. Konijnen, en vooral hun ingewanden, vormen een lekkernij voor deze vogels.

Zwarte konijnen op eilanden

Op alle waddeneilanden komen konijnen in hoge dichtheden voor. Uitzondering daarop is Terschelling. Naar aanleiding van een teruglopende populatiedichtheid zijn er op Terschelling in de jaren '70 en '80 enkele keren konijnen uitgezet. Op Schiermonnikoog is voor het laatst een 'kistje hollanders' (wildkleur, ofwel agouti) uitgezet in 1957, na het uitbreken van de ziekte myxomatose (mond. med. Bazuin, 1987). De konijnenstand is echter vrijwel altijd hoog geweest en heeft nooit aanleiding gegeven tot periodiek uitzetten. Beperken we ons hier verder tot Schiermonnikoog, als representant van de waddeneilanden, dan vallen de volgende zaken op.

- In de duinen van Schiermonnikoog komen verschillende vachtkleuren voor. Geheel zwart (melanisme) is de meest

opvallende en na agouti de meest voorkomende vachtkleur. Maar bij goed opletten kunnen ook gele, witte, bruine en zelfs geheel albino konijnen worden aangetroffen. Zwart met een witte bles op de voorhoofd komt ook voor. De aangetroffen kleuren komen geheel overeen met de kleuren die bij gekweekte konijnen voorkomen en bestrijken daarmee alle genetische combinaties die verantwoordelijk zijn voor de vachtkleur (Searle, 1968).

- De konijnen met een zwarte vachtkleur op Schiermonnikoog, en waarschijnlijk ook konijnen met andere afwijkende vachtkleuren, hebben een lange geschiedenis. Er wordt in de literatuur al melding gemaakt van zwarte konijnen op Schiermonnikoog in 1930 (Dijkstra, 1960). Waarschijnlijk kwam de zwarte vachtkleur al vele jaren daarvoor op het eiland voor. Bij globale tellingen in 1930 kwam men tot tien procent melanisme. De bewoners van Schiermonnikoog vinden het voorkomen van de zwarte vachtkleur een normaal verschijnsel (Laperre, 1961).

- Er is een belangrijk verschil tussen de duinbiotopen van Schiermonnikoog en die van het vasteland, van Den Helder tot Hoek van Holland. Een inventarisatie, verricht in 1987 en 1989, wijst uit dat in de duinen op het vasteland nauwelijks afwijkende vachtkleuren bij het konijn voorkomen (tabel 1). Hooguit wordt er wat variatie in de wildkleur agouti aangetroffen, van lichter naar donker. Deze variatie is in het veld echter moeilijk te onderscheiden. De inventarisatie werd verricht door op enkele dagen in de avondschemering rustig over het duin te wandelen. Het ene aangetroffen zwarte konijn in de Kennemerduinen zat vlakbij een boswachterswoning.

Deze noties maken het onwaarschijnlijk dat de afwijkende vachtkleuren bij het konijn (alleen) het gevolg zijn van losgelaten huiskonijnen, zoals veel auteurs menen (o.a. Lange *et al.*, 1994; Van Wijngaarden, 1964; Van Laar, 1960). De verwachting is immers dat in de drukke randstad veel meer mensen hun huiskonijn loslaten dan op het kleine Schiermonnikoog. En op grond daarvan wordt juist op het vasteland een hoger percentage afwijkende vachtkleuren verwacht. 'Menselijke liefde' is dus waarschijnlijk niet de belangrijkste oorzaak van het optredende melanisme op Schiermonnikoog. Maar wat dan wel?

Predatie een verklaring?

Het valt op dat het voorkomen van afwijkende vachtkleuren bij het konijn een negatieve samenhang vertoont met het voorkomen van roofdieren. In de duinen van het vasteland worden vrijwel geen afwijkende vachtkleuren aangetroffen, maar wél de belangrijkste predatoren van het konijn: vos, hermelijn en bunzing. Op Schiermonnikoog (en Vlieland) komen deze predatoren niet voor, maar wel de afwijkende vachtkleuren. De hermelijn is wel (kort) aanwezig geweest op Schier, maar weer verdwenen (Pelzers, 1992). De veronderstelling is nu dat de genoemde predatoren van het konijn de vachtkleur bij het konijn bepalen.

Konijnen zijn het meest actief in en na zonsondergang en voor zonsopkomst (Corbet & Southern, 1977). In tegenstelling tot wat je zou verwachten, vallen andere vachtkleuren dan agouti, ook zwart, in de avondschemering bijzonder op. Het contrast met de achtergrond is dan groot. Een konijn met een zwarte of ander afwijkende vachtkleur wordt snel door een roofdier opgemerkt en heeft daarom een grotere pakkans dan konijnen met een agouti vachtkleur.

Kiekendief

Op de waddeneilanden is de kiekendief de belangrijkste predator van het konijn. Het aantal kiekendieven is echter gering en hun invloed op de vachtkleur van het konijn dus waarschijnlijk ook. Bovendien jaagt de kiekendief op een andere wijze dan vos of bunzing. De kiekendief selecteert zijn prooi niet op vorm en kleur alleen, maar vooral op een combinatie van vorm, geluid en beweging (Rice, 1982). Herhaaldelijk is waargenomen dat een kiekendief een stilzittend konijn gewoon voorbij vloog, terwijl juist een op de vlucht slaand konijn (bijna) werd geslagen (eigen waarnemingen). De kans dat een zwart konijn op de waddeneilanden door een predator (kiekendief) wordt gepakt, is dus waarschijnlijk lager dan in de duinen op het vasteland, waar vos en marterachtigen voorkomen.

De veronderstelling dat predatoren zoals de vos de vachtkleur van het konijn bepalen, betekent dat eventuele losgelaten huiskonijnen met een afwijkende vachtkleur maar een kleine kans op overleven hebben.

Ondersteunende verschijnselen

Het idee dat de vachtkleur van het



Afwijkend gekleurde konijnen vind je vooral op eilanden zonder roofdieren. Foto Manfred Weisz

konijn op het vasteland wordt bepaald door predatoren wordt ondersteund door een aantal verschijnselen. Over de vachtkleur van konijnen op eilanden is al het één en ander geschreven (voor melanisme zie Kettlewell, 1973). Op sommige eilanden komt albinisme voor tot 2% (Corbet & Southern, 1977). In Noord-West Ierland komt tot 7% melanisme in de konijnenpopulatie voor (Shatoury, 1977). Op Tasmanië beschrijft Barber (1954) een hoog gehalte aan melanisme bij konijnen. In al deze situaties ontbreken predatoren.

In Voornes Duin worden regelmatig zwarte konijnen waargenomen (mond. med. Baarsen, 1987). Hier ontbreekt de vos, maar hermelijn en bunzing komen wel voor. Mogelijk is de pakkans van

een zwart konijn door het ontbreken van een belangrijke predator als de vos lager dan in de duingebieden ten noorden van de Nieuwe Waterweg.

In andere biotopen dan de duinen op het vasteland wordt in sommige gevallen ook een bonte stoet van vachtkleuren aangetroffen. Er is in deze gebieden meestal sprake van losgelaten huiskonijnen of van nazaten daarvan, maar opvallend is dat deze afwijkende vachtkleuren niet direct door predatie verdwijnen. Het zijn meestal biotopen waar predatoren van het konijn zoals de vos weleens voorbij trekken (bijvoorbeeld lintvormige dijkvakken van wegen), maar geen vaste populatie herbergen.

Tabel 1: Konijntellingen in de duinen van twee waddeneilanden en vier verschillende plaatsen op het vasteland.

plaats	datum	aantal konijnen	% zwart
Schiermonnikoog	aug. '87	791	4,6
Schiermonnikoog	sep. '89	427	5,6
Vlieland	aug. '87	70	11,4
Noordholl. Duinres.	aug. '87	688	0,0
Meyendel	sep. '87	29	0,0
Amsterd. Waterl.D.	aug. '87	164	0,0
Kennemerduinen	aug. '87	57	1,8



Een wit konijn is al vanaf grote afstand zichtbaar. Foto
Manfred Weisz

Melanisme

Over de oorzaken voor de aanwezigheid van zwarte konijnen in een populatie moeten nog enkele opmerkingen worden gemaakt. De eerste opmerking betreft de hoogte van de pakkans. Zoals vermeld zijn de belangrijkste predatoren van het konijn in de duinen van het vasteland vos, hermelijn en bunzing. De pakkans van zwarte konijnen wordt onder andere bepaald door de mate waarin zij voor hun predatoren met hun vachtkleur opvallen tegen de achtergrond. De vraag is nu, in hoeverre de pakkans van zwarte konijnen is veranderd door de komst van de vos in de duinen. Vóór 1968 kwam de vos in de duinen niet als standwild voor. De kolonisatie van de duinen door de vos heeft in de periode 1970 tot 1983 plaatsgevonden. Sindsdien is de dichtheid van de vos niet verder toegenomen (Mulder, 1992). Helaas zijn er geen gegevens over het voorkomen van zwarte konijnen in de periode vóórdat de vos haar intrede deed. Daardoor weten we niet of de komst van de vos de pakkans van zwarte konijnen heeft vergroot.

De tweede opmerking betreft de periode waarin de predator-prooi relatie

bestaat. Het feit dat in de literatuur melding wordt gemaakt, als een bijzonderheid, van het voorkomen van zwarte konijnen op Schiermonnikoog, doet vermoeden dat zwarte konijnen in de duinen van het vasteland een zeldzaamheid zijn geweest, ook vóór 1930. De predator-prooi relatie met gevolgen voor de vachtkleur van het konijn in de duinen van het vasteland bestaat dus al heel lang. En dat is logisch, omdat hermelijn en bunzing al heel lang in de duinen voorkomen.

Een derde opmerking betreft de populatiedichtheid van prooi en predator. Een hogere pakkans van zwarte konijnen veronderstelt dat deze op een gegeven moment nagenoeg allemaal zijn verdwenen. Of dat werkelijk zo is hangt echter niet alleen af van de pakkans en de periode waarin de predator-prooi relatie bestaat, maar ook van de populatiedichtheid. In de duinen van het vasteland zien we wel eens een zwart konijn, al is dat een zeldzaamheid. Daaruit concludeer ik dat de predatoren wel heel veel konijnen eten, in het bijzonder de zwarte, maar dat er zoveel konijnen zijn, dat hier en daar zwarte individuen kunnen blijven voorkomen. Er zijn met andere woorden veel meer konijnen dan de predatoren op kunnen. Het blijft een kans.



Stilzittende 'agouti'-konijnen zijn voor roofdieren waarschijnlijk slecht zichtbaar. *Foto Manfred Weisz*

Erfelijkheid

Ook over de aard van de erfelijke eigenschap die verantwoordelijk is voor de zwarte vachtkleur, moet nog een opmerking gemaakt worden. Uit de literatuur blijkt dat deze erfelijke eigenschap dominant is (Searle, 1968). Dat wil zeggen: als een konijn deze erfelijke eigenschap bezit, heeft hij of zij altijd een zwarte vachtkleur. Aangezien er in de duinen van het vasteland nauwelijks zwarte konijnen in de populatie voorkomen betekent dit, dat de erfelijke eigenschap voor de zwarte vachtkleur nauwelijks voorkomt. Deze factor speelt dus bij het percentage zwarte konijnen in de populatie geen bepalende rol.

Dat ligt anders bij andere afwijkende vachtkleuren van het konijn, zoals bij albinisme. Bij veel van de afwijkende vachtkleuren hebben we namelijk te maken met erfelijke eigenschappen die 'ondergeschikt' zijn. Dat wil zeggen dat konijnen best de bewuste erfelijke eigenschap kunnen bezitten, maar dat die zich niet in de vachtkleur manifesteert. In volgende generaties kan door een andere combinatie de bewuste erfelijke eigenschap weer wel in de vachtkleur tot uiting komen. Het verdwijnen, door predatie, van de afwijkende vachtkleuren, verloopt hierbij veel langzamer en moeizamer, omdat de erfelijke eigenschap voor een deel 'verborgen' in de

populatie voorkomt. Dat afwijkende vachtkleuren, veroorzaakt door ondergeschikte erfelijke eigenschappen in de duinen van het vasteland nauwelijks of niet worden aangetroffen, ondersteunt het vermoeden dat de predator-prooi relatie hier al een hele lange tijd bestaat.

Tot slot moet nog een vijfde opmerking gemaakt worden betreffende de koppeling van de vachtkleur met andere kenmerken van het konijn. Bijvoorbeeld: de erfelijke factor die verantwoordelijk is voor de zwarte vachtkleur zou gekoppeld kunnen zijn aan een factor die bepaalt dat het konijn gezonder is dan zijn soortgenoten met een agouti-vachtkleur. In dat geval wordt verwacht dat het aantal zwarte konijnen in de loop van de jaren zal gaan toenemen. En andersom: als er een koppeling bestaat met een factor die verantwoordelijk is voor een slechtere gezondheid, wordt een afname van het aantal zwarte konijnen verwacht.

Omdat sinds het begin van deze eeuw het aantal zwarte konijnen op Schiermonnikoog niet sterk is toe- of afgenomen, maar schommelt rond de 7%, is niet waarschijnlijk dat er zo'n koppeling bestaat. Ook uit de literatuur blijkt niet dat er sprake is van een dergelijke koppeling (Searle, 1968; Van Delden 1989). In het geval van de zwart-



Zwart konijn en wildkleur-konijn op Schiermonnikoog.
Foto Manfred Weisz

te konijnen in de duinen van het vasteland speelt dit dus geen rol. Bij albinisme is daarentegen wel sprake van zo'n koppeling. Het is bekend dat albino konijnen een zwakkere fysieke gesteldheid hebben dan hun soortgenoten (Searle, 1968). Bij albinisme is het daarom, en ook omdat het gaat om ondergeschikte erfelijke eigenschappen, veel moeilijker om eventuele gevolgen van predatoren in beeld te brengen dan bij melanisme.

Tot slot

Mijn veronderstelling is dat predatoren verantwoordelijk zijn voor het niet voorkomen van afwijkende vachtkleuren bij het konijn op het vasteland. Deze conclusie komt voort uit argumentatie en niet uit onderzoek, het is dus een theorie die door nader onderzoek onderbouwd of verworpen moet worden. Een belangrijk aandachtspunt bij toekomstig onderzoek is het theoretisch bepalen van de pakkans en de periode die nodig is om het aantal zwarte konijnen in een populatie tot een minimum terug te brengen (Roughgarden, 1979) en die te vergelijken met populatiedichtheden van vossen en hun predatiedruk in de praktijk. Verder zou met behulp van veldexperimenten de theorie verder getest moeten worden. Het zwarte konijn is een goed onderzoeksobject, beter dan andere afwijkende vachtkleu-

ren. We hebben namelijk te maken met een goede herkenbaarheid in het veld en de veldsituatie is minder complex omdat er sprake is van een dominante erfelijke eigenschap die niet aan andere erfelijke factoren is gekoppeld.

Alle aanwijzingen duiden er op dat we hier te maken hebben met een schoolvoorbeeld hoe in Nederland binnen een predator-prooi verhouding de vachtkleur van de prooi wordt bepaald. ➤

Literatuur

- Barber, H.N., 1954. Genetic polymorphism in the rabbit in Tasmania. *Nature*, London, 173:1227.
- Corbet, G.B. & H.N. Southern, 1977. *The handbook of British mammals*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Delden, W. van, 1989. Genetische variatie: verlies en winst. In: *Het verdwijnen van soorten*, red. R.A. Prins. Uitgave van de Biologische Raad.
- Dijkstra, S.J., 1960. Zwarte Konijnen. Vragen en korte mededelingen in *De Levende Natuur* 63(9):216
- Kettlewell, H.B.D., 1973. *The evolution of melanism*. Clarendon Press, Oxford.
- Laar, V. van, 1960. De zoogdieren van Texel. *De Levende Natuur* 63(4):88-95.
- Lange, R., P. Twisk, A. van Winden & A. van Diepenbeek, 1994. *Zoogdieren van West-Europa*. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht
- Mulder, J.L., 1992. De vos. In: Broekhuizen, S. *et al.*, 1992. *Atlas van de Nederlandse Zoogdieren*, 1992. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht.
- Laperre, P.E., 1961. Zwarte konijnen. Vragen en korte mededelingen in *De Levende Natuur* 64(9):71.
- Pelzers, E., 1992. Hermelijn. In: Broekhuizen, S. *et al.*, 1992. *Atlas van de Nederlandse Zoogdieren*, 1992. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht.
- Rentenaar, R., 1978. De vroegste geschiedenis van het konijn in Holland en Zeeland. *Holland, Regionaal-Historisch Tijdschrift* 10:2-16.
- Rice, W.R., 1982. Acoustical location of prey by the Marsh Hawk: Adaptation to concealed prey. *The Auk* 99(3):403-413.
- Roughgarden, J., 1979. *Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction*. MacMillan Publishing Company, New York.
- Searle, A.G., 1968. *Comparative genetics of coat colours in mammals*. Logos Press Limited, London.
- Shatoury, H. El., 1977. Genetic polymorphism in the wild rabbit in Northern Ireland. *Irish Nature Journal* 19(1):24.
- Wijngaarden, A. van, 1964. The terrestrial mammal-fauna of the Dutch Wadden-Islands. *Zeitschr.Säugetierk.* 29(6):359-368.